

Capítulo 17: BIODIVERSIDAD, CLASIFICACIÓN Y FILOGENIA

Alberto Tinaut y Francisca Ruano

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL Y ECOLOGÍA. UNIVERSIDAD DE GRANADA.
18071. Granada. E-mail: hormiga@ugr.es

DEPARTAMENTO DE AGROECOLOGÍA Y PROTECCIÓN VEGETAL. ESTACIÓN EXPERIMENTAL DEL ZAIDÍN. CSIC.
C/. Profesor Albareda, 1. 18008-Granada. E-mail: francisca.ruano@eez.csic.es

En este capítulo se analizan una serie de aspectos que giran alrededor del concepto de especie. En primer lugar se aborda el estudio de la biodiversidad, un tema de interés general debido fundamentalmente a que la flora y fauna del mundo está desapareciendo a tasas demasiado elevadas. De las diferentes propuestas para solucionar de forma rápida este problema, analizamos en este capítulo las posibilidades de realizar un inventario de todas las especies y las ventajas e inconvenientes de conservar y proteger los ecosistemas y con ellos a sus especies. Otros aspectos importantes que inciden en este problema es el papel de las especies clave y el de las especies bioindicadoras, especies sensibles a determinadas alteraciones. Por último la detección de los puntos calientes de biodiversidad, es decir áreas relativamente pequeñas pero que contienen un gran número de especies endémicas, puede ayudar a dirigir las medidas de protección a estas áreas de especial interés y concentrar y rentabilizar los esfuerzos. Los elementos en los que se basan todos los estudios sobre biodiversidad son las especies, entidades aparentemente discretas y concretas pero de muy difícil definición. En este capítulo se estudian los conceptos de especie más importantes y los criterios que, relacionados con cada uno de los conceptos, se han desarrollado para ordenar o clasificar las especies.

Concepto y medida de la biodiversidad

Antecedentes del concepto de biodiversidad: la diversidad ecológica

La diversidad es un concepto ecológico medible, previo al de biodiversidad, que incorpora los términos de riqueza específica y constancia de abundancias relativas de especies. El estudio de este concepto comenzó a abordarse en los años 40, cuando se comprobó que la diversidad de especies es baja cuando el número de especies crece despacio con respecto al incremento en el número de individuos y alta cuando el número de especies crece rápidamente. A partir de los años 50 se propusieron modelos para explicar cómo se comportaba la diversidad, y cómo se podía extrapolar en diferentes ecosistemas (Preston 1948, MacArthur 1957). Desde entonces una gran variedad de índices han sido presentados (para una revisión ver Magurran 1989), hasta el punto que la diversidad de especies corrió el riesgo de perder su sentido original. Debido a su dependencia del tamaño de muestreo y a la pérdida de información biológica que se produce usándolos, los índices de diversidad ecológica pueden considerarse un descriptivo estadístico más, que por sí mismo no es muy informativo (Noss 1990). Purvis y Hector (2000) recomiendan la intercorrelación de varios índices. Cuanto mayor sea la correlación entre ellos más razonable será reducir las medidas múltiples a unos pocos componentes principales, creando dimensiones de diversidad. Sin em-

bargo, uno de los problemas principales del uso de índices de diversidad es que la riqueza específica conocida para un ecosistema varía dependiendo del tipo y del esfuerzo de muestreo, lo que dificulta la comparación de diversidad de especies en comunidades diferentes. Para esto se ha desarrollado una herramienta estadística que permite llevar a cabo medidas de diversidad utilizando procedimientos de aleatorización de los muestreos, tales como la rarefacción, para ajustar la abundancia y el esfuerzo de muestreo en los ecosistemas que se comparan (Gotelli y Entsminger 2001).

Definición de biodiversidad

El término biodiversidad es una simple contracción de las palabras diversidad biológica, que engloba la variabilidad biológica a lo largo de todas las escalas, desde los genes, hasta las especies o ecosistemas, incluso los paisajes (Purvis y Hector 2000). La biodiversidad es el resultado, entre otros procesos, de la selección natural y de la adaptación de las especies a condiciones de vida cambiantes y, en definitiva, de la evolución.

Algunos autores consideran que la definición de biodiversidad debe incluir los procesos ecológicos, tales como interacciones interespecíficas, perturbaciones naturales y ciclos de nutrientes (Noss 1990), sin embargo en este punto no hay acuerdo entre los científicos, debido a que los que proponen el estudio del funcionamiento del ecosistema como medida de biodiversidad, en muchos

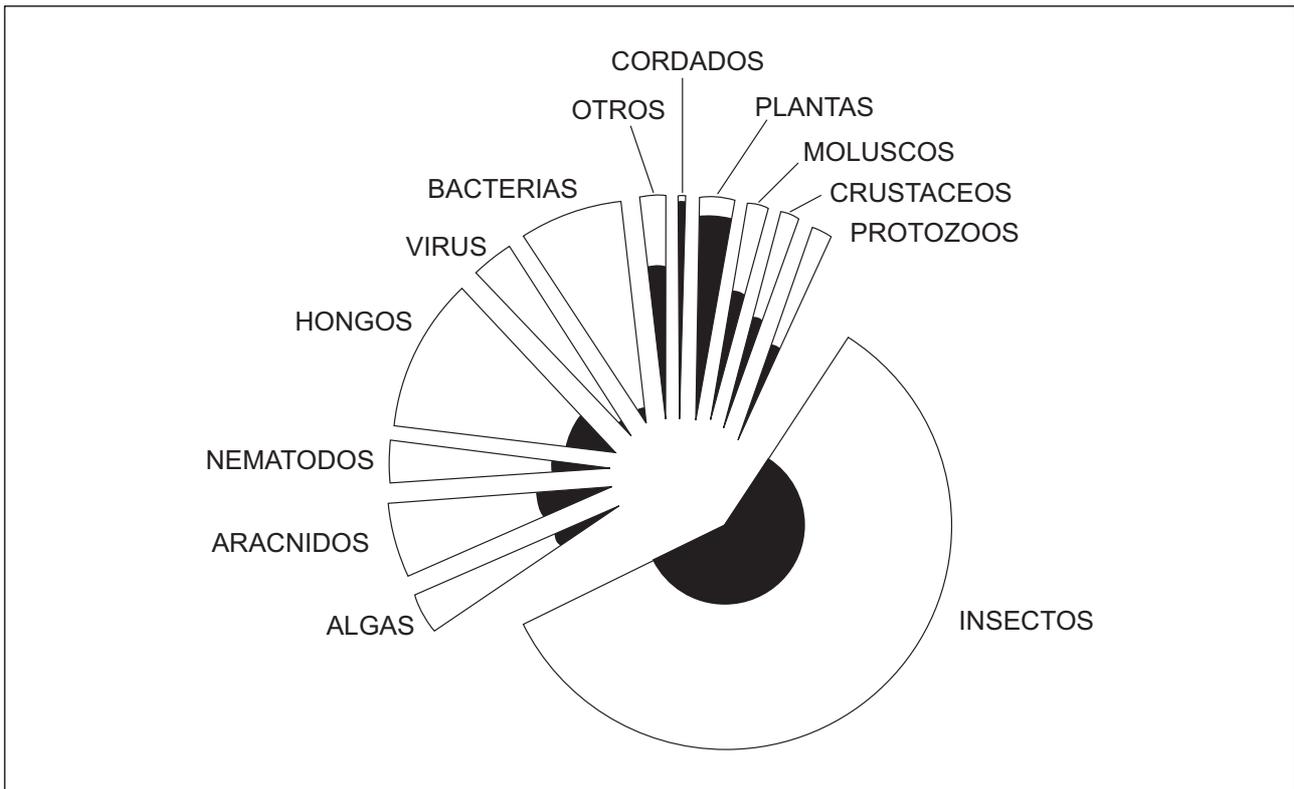


Figura 1. Proporción estimada de especies descritas (en negro) y por describir (en blanco), en los diferentes grupos de seres vivos (modificado de Purvis y Hector 2000).

casos se han limitado al estudio de factores o condiciones abióticas, perdiendo de vista a los organismos (“species approach”) (Ghilarov 1996).

Incluso hoy día sigue existiendo controversia sobre qué conceptos deben incluirse en el término biodiversidad (<http://www.gencat.es/mediamb/bioassess/bacontr2.htm>) y si deben de prevalecer en su definición los organismos vivos (Goldstein 1998), o pueden ser incorporados incluso los procesos que se producen en el ecosistema (en el sentido de Noss 1990).

Con un criterio integrador Bowen (1999) apunta que conservar especies sin ecosistemas tiene tanto sentido como perpetuar ecosistemas sin especies y propone que no deben conservarse objetos (genes, especies o ecosistemas), sino los procesos de la vida. Esta tarea supone la identificación y protección de varias ramas del árbol de la vida (filogenia), el mantenimiento de los ecosistemas como soporte de los organismos (ecología) y la continua adaptación de los organismos al entorno fluctuante (evolución) (Bowen 1999).

El tema de la biodiversidad se ha convertido en un tema de interés prioritario debido a que la flora y fauna del mundo está desapareciendo a tasas superiores a las de las extinciones en masa que recogen los registros fósiles (McCann 2000).

El objetivo de proteger los ecosistemas y especies en peligro, se convirtió en preferente a partir de finales de los 80. Sin embargo se trata de una tarea ingente e inabordable a nivel específico, debido al gran número de taxones absolutamente desconocidos. Hoy día es imposible cono-

cer y describir el número total de especies existentes en la Tierra. Una nueva especie de mamífero es aún descubierta cada tres años (Pine 1994) y un gran vertebrado marino cada cinco (Paxton 1998). Basándose en las tasas de descubrimiento de nuevas especies (una media de 300 especies/día) y teniendo en cuenta la variabilidad geográfica, parece que el total de especies descritas hasta el momento (1,75 millones) son únicamente un 10% del total (Fig. 1) (Purvis y Hector 2000).

Y no sólo se encuentran y describen nuevas especies, Cycliophora y Loricifera son filos animales que han sido descubiertos para la ciencia en los últimos 20 años (Funch y Kristensen 1995). Dentro del reino Archaea se producen nuevos descubrimientos al nivel de filo cada mes (Fuhrman y Campbell 1998). Si además incluimos la problemática sobre el concepto de especie, que se analiza posteriormente, puede llegarse a la conclusión de que el conocimiento de todos los organismos vivos del planeta es una tarea inabordable.

El estudio de la biodiversidad: ¿genes, especies, ecosistemas?

Los científicos intentan responder a la inquietud de la sociedad y el apremio de los políticos, que desean evaluar fácil y rápidamente cuáles son las especies en peligro, y qué zonas deben ser conservadas para evitar la pérdida masiva de biodiversidad.

Las respuestas han sido múltiples, la primera es el estudio concienzudo de todas las especies, o al menos de las que estén en peligro (Caughley 1993). Esta es una tarea que puede llevarse a cabo sólo a largo plazo y que no

tiene mucho sentido, cuando diariamente están desapareciendo especies que aún no han sido descritas. Además puede considerarse que esta tarea necesitaría, al ritmo actual, décadas e incluso varios siglos de trabajo, dependiendo de la estima que se haga del número de especies que quedan por describir y del ritmo de descripciones (Bellés 1998, Purvis y Hector 2000).

Otra idea es la de conservar los ecosistemas. Los ecosistemas se consideran formados por una parte composicional (las especies), una estructura (las relaciones entre ellas) y una función (los procesos que se llevan a cabo en el ecosistema) (Noss 1990). La aproximación conservacionista del ecosistema se ha llevado a cabo desde diversos puntos de vista, fundamentalmente desde dos perspectivas ecológicas diferentes: la ecología de comunidades (que principalmente estudia la dinámica, evolución, diversidad y complejidad de los componentes biológicos del ecosistema) y la ecología de ecosistemas (que trata del funcionamiento del ecosistema, de los organismos biológicos y su entorno abiótico, fundamentalmente de los flujos de materia y energía entre los compartimentos funcionales).

En los últimos años existe una controversia sobre cómo afecta la pérdida de biodiversidad al mantenimiento de las funciones del ecosistema. Por todo ello, se hace cada vez más necesario el enfocar objetivos comunes entre estas dos disciplinas (ecología de comunidades y ecología de ecosistemas) y aportar nuevas interpretaciones, generalizaciones y predicciones de los resultados experimentales que nos aproximen al conocimiento de la relación entre biodiversidad y los procesos del ecosistema y nos conduzcan hacia una nueva teoría ecológica de síntesis (Loreau 2000).

Especies redundantes y especies clave

Otra de las propuestas sobre cómo enfocar el estudio de la biodiversidad es la de Walker (1992, 1995) que propone el estudio, en vez de sobre especies particulares, sobre los grupos funcionales o gremios, y analizando si en estos grupos funcionales se sitúan varias especies (especies redundantes) o una única especie (especie clave). De esta manera se tendría un criterio para decidir prioridades de conservación, puesto que la equivalencia ecológica de las especies pertenecientes al mismo grupo funcional permite que el ecosistema siga funcionando (Walker 1995). Desde este punto de vista es prioritaria la conservación de las especies clave, aunque esto no quiere decir que las especies redundantes no tengan importancia, puesto que la diversidad de especies funcionalmente equivalentes refuerza la resistencia y elasticidad del ecosistema y su capacidad para mantener su funcionamiento original (Walker 1995).

Especies bioindicadoras

Otro tipo de aproximación al funcionamiento del ecosistema es buscar especies correlacionadas con la modificación de procesos o especies sustitutas para cuantificar

la biodiversidad y comparar sus valores en el espacio y el tiempo (Purvis y Hector 2000), son los llamados indicadores de biodiversidad o especies bioindicadoras, que son las especies más sensibles a ciertos procesos.

El mayor problema del uso de especies bioindicadoras, es que suelen ser grupos de especies bien conocidos (aves, mamíferos) (Landres et al. 1988), y se ha demostrado que los patrones de diversidad en estos grupos mejor conocidos no siempre se corresponden con los de los grupos menos estudiados, por lo que no puede correlacionarse la presencia de una especie bioindicadora con la riqueza específica de otros grupos (Reid 1998). Landres et al. (1988) propone el uso de indicadores como parte de una estrategia de análisis de riesgos que se dirija a hábitats clave (incluyendo corredores, mosaicos y otras estructuras del paisaje) así como a especies. Noss (1990) propone incluir en esa estrategia indicadores de biodiversidad composicional, estructural y funcional a múltiples niveles de organización.

Muchos grupos animales de invertebrados tienen capacidad de comportarse como indicadores (ver trabajos en Paoletti 1999), sin embargo para que su uso sea útil, es preciso, en primer lugar, definir el objetivo del estudio a llevar a cabo, y el uso que se quiere dar al bioindicador, así como la escala de aplicación (McGeoch 1998).

Puntos calientes de biodiversidad

Los puntos calientes de biodiversidad ("hotspots") fueron definidos por Myers (1989, 1990) como áreas relativamente pequeñas que contienen un gran número de especies endémicas, que se enfrentan a una amenaza significativa de pérdida de hábitats. De forma más general el término punto caliente de biodiversidad es ahora aplicado a áreas geográficas que son particularmente ricas en cuanto a número de especies que albergan, niveles de endemismo y número de especies raras o amenazadas (Reid 1998).

Nuevamente, debido al desconocimiento de muchas especies, de su patrón de distribución y de sus poblaciones, no se conoce en muchos casos qué zonas pueden ser más apropiadas para conservar el total (o la mayoría) de las especies. Debido a esto se ha intentado utilizar sustitutos (bioindicadores), de esta manera una buena parte de los puntos calientes de biodiversidad se han definido según grupos "indicadores". Algunos autores han demostrado que no se puede correlacionar el nivel de endemismo con la riqueza específica de diferentes taxones en el mismo lugar (Reid 1998), por lo que el uso de sustitutos para la limitación de los puntos calientes de biodiversidad es positiva a gran escala (Reid 1998), mientras que a escalas más finas, a menudo, hay poca correspondencia en la riqueza específica de taxones (Balmford 1998). Por otro lado se ha comprobado que en lugares heterogéneos, en los que los diferentes taxones exhiben patrones biogeográficos comunes, la conservación de espacios complementarios asegura la protección de un mayor número de taxones (Howard et al 1998).

Muchos de estos puntos calientes de biodiversidad, establecidos con los criterios expuestos anteriormente, se convierten en espacios protegidos. Se considera que mucha de la biodiversidad tropical es improbable que sobreviva sin protección efectiva (Myers et al 2000). Los conservacionistas están probando diferentes estrategias, que van desde establecer y mantener áreas estrictamente protegidas, a promocionar manejos sostenibles del bosque y otros proyectos de conservación integrada y desarrollo. Sin embargo existe controversia sobre si los parques cumplen su función, o no pueden proteger los recursos biológicos dentro de sus límites, y hay un sentimiento general de que los parques simplemente no funcionan (Bruner et al. 2001). En este trabajo se analizan datos de 93 parques en 22 países diferentes, y demuestran que la mayoría de los parques en el trópico son efectivos a la hora de frenar el clearcut de los bosques, y en un menor grado, evitan la tala, la caza, el fuego y la desertificación. La efectividad de un parque se correlaciona altamente con las actividades básicas de manejo (capacidad de hacer cumplir la ley, demarcación de límites y compensación directa a las comunidades locales), y especialmente con la densidad de guardas. Esto sugiere la necesidad de aumentar el presupuesto de los parques, para incrementar su capacidad de proteger la biodiversidad.

Consecuencias de la pérdida de diversidad

La biodiversidad tiene efectos importantes sobre los ecosistemas. A corto plazo los ecosistemas deteriorados realizan de forma diferente o menos eficiente los procesos que le dan entidad, si los comparamos con los sistemas más ricos en especies de los cuales derivan (Schulze y Mooney 1993). Esta hipótesis, sobre los efectos a corto plazo de la biodiversidad, ha sido comprobada experimentalmente en varios estudios recientes (Hector et al. 1999).

A largo plazo, la biodiversidad es importante a la hora de mantener el ecosistema en condiciones cambiantes o impredecibles. Las especies que son funcionalmente redundantes para los procesos de un ecosistema en un momento dado, pueden no serlo en el caso de futuras fluctuaciones ambientales (Walker 1992).

Aunque existe controversia entre los científicos a la hora de interpretar los resultados obtenidos recientemente, podemos concluir que la biodiversidad tiene efectos importantes, a corto plazo, pues asegura el funcionamiento de los ecosistemas, y a largo plazo, puesto que hace a los ecosistemas más resistentes y capaces de reorganizarse ante las fluctuaciones abióticas.

Por otra parte, la biodiversidad parece tener otros efectos importantes. En primer lugar, una mayor diversidad parece incrementar la resistencia del ecosistema ante las invasiones. Las posibilidades de invasión de un lugar dependerían de la disponibilidad de recursos que limitan el crecimiento de las especies invasoras. Debido a que los recursos excedentes son generalmente menores en los ecosistemas más diversos dentro del mismo hábitat (Tilman et al 1996, 1997), una menor cantidad de invasores potenciales serían capaces de establecerse en los ecosis-

temas más diversos. Knops et al. (1999) han demostrado que la consideración de las variables: nitrato del suelo e interceptación de la luz, eliminan a la riqueza de especies como una variable significativa, sugiriendo que el mecanismo por el cual la diversidad influye sobre el crecimiento de los organismos invasores, es a través del efecto sobre los niveles de recursos, lo que apoya de forma contundente la hipótesis de la diversidad-estabilidad.

En segundo lugar, una mayor diversidad disminuiría la importancia de las enfermedades (hipótesis de la enfermedad-diversidad (Elton 1958)). Un principio de epidemiología es que las tasas de transmisión son proporcionales a la abundancia del hospedador (Antonovics et al. 1995). La mayor riqueza de especies conlleva una menor abundancia de la mayoría de especies, por lo que teóricamente, la severidad de las enfermedades descendería con el incremento de riqueza específica. Algunos estudios realizados sobre agroecosistemas apoyan esta hipótesis, pero los estudios en ecosistemas más complejos son poco frecuentes (Boudreau y Mundt 1997). Knops et al. (1999) han demostrado en ecosistemas experimentales complejos que la tasa de enfermedades foliares provocadas por hongos estaba correlacionada negativamente de forma significativa con la riqueza de especies. Este resultado también apoya de forma experimental la hipótesis de la enfermedad-diversidad.

En tercer lugar, el aumento de diversidad incrementaría la riqueza de los niveles tróficos superiores. Debido a que la mayoría de especies de insectos herbívoros están especializadas en una o unas pocas especies de plantas, el incremento de diversidad de plantas, permitiría incrementar la diversidad de insectos herbívoros, lo que a su vez incrementaría la diversidad de insectos depredadores, especies insectívoras y parásitas. Algunos estudios observacionales muestran una correlación positiva entre la riqueza de plantas e insectos (Murdoch et al. 1972, Southwood et al. 1979). En este caso también Knops et al. (1999) han demostrado que la riqueza de herbívoros es significativamente dependiente de la riqueza de plantas, incluso cuando se controla por los cambios en la biomasa total de plantas y por la abundancia de herbívoros.

En conclusión, la mayor riqueza de plantas conduce a una mayor productividad, menores niveles de luz y de nutrientes libres en el suelo, así como a una menor pérdida de nutrientes del suelo (Tilman et al 1996, 1997). La riqueza de plantas, por influencia sobre estos recursos, también actúa sobre las plantas invasoras, disminuye la densidad de hospedadores enfermos y soporta un mayor número de insectos herbívoros, que son recurso para insectos depredadores, especies insectívoras y parásitas. Por tanto la diversidad debería situarse junto a la productividad, perturbaciones y composición de los ecosistemas como las variables que conjuntamente influyen la dinámica, estructura y funcionamiento de los ecosistemas (Knops et al. 1999).

Existe un creciente reconocimiento de que los ecosistemas operan en una forma que produce bienes (como comida) y servicios (como la asimilación de la basura) importantes a los humanos y que son críticos para

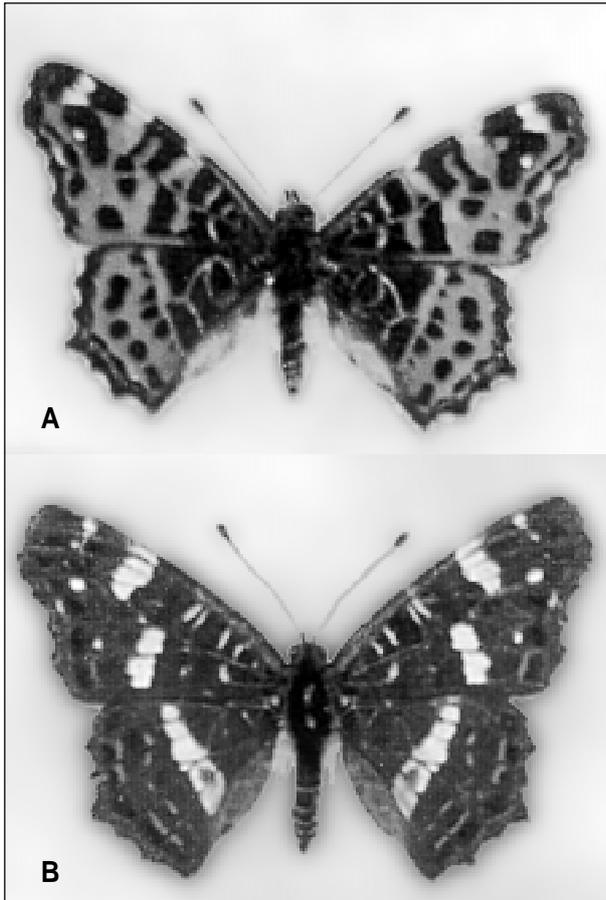


Figura 2. Forma *levana* de primavera (A) y forma *prorsa* de verano (B) de la especie *Araschnia levana*.

el funcionamiento del sistema de soporte de la vida en la tierra. Costanza et al. (1997) realizaron una aproximación al valor económico de un conjunto de ecosistemas, por lo que pudieron hacer una estima económica del valor mínimo de toda la biosfera (16-54 trillones de dólares US por año), un valor en alza, puesto que se deteriora día a día.

El concepto de especie

Introducción

Los seres vivos, tanto en la naturaleza como en los ambientes artificiales, se muestran en su mayoría como entidades discretas, bien por la forma, el color u otras características. Esta discontinuidad permite establecer diferentes clases, modelos o categorías, que posibilitan la inclusión en ellas de todos los seres vivos y en definitiva su ordenación. Estas categorías son, a su vez, la base para los estudios sobre diversidad y evolución, y han sido denominadas tradicionalmente como “especies”, término procedente del latín “specie” y que significa: conjunto de cosas a las que conviene una misma definición.

La palabra especie recoge por tanto la idea de una clase de objetos cuyos miembros comparten unas propiedades concretas, pero esta idea no es fácil de aplicar a los seres vivos. Por ejemplo (Fig. 2) en la mariposa *Araschnia*

levana existe una forma de primavera: *A. levana* forma *levana*, claramente diferente en su diseño y coloración, de la forma de verano que se conoce como *A. levana* forma *prorsa* a pesar de lo cual no hay duda de que se trata de la misma especie. Por el contrario podemos encontrarnos con animales muy similares entre sí y que, a pesar de lo cual, son considerados como especies diferentes, lo que ocurre con más frecuencia que el caso anterior. Por tanto ¿cuál es el criterio que nos permite considerar a las dos formas tan distintas de *Araschnia levana* como pertenecientes a la misma especie y por el contrario separar como dos especies diferentes a organismos prácticamente idénticos entre sí?, ¿qué es una especie?

El hallazgo de una definición aquilatada y generalizable de especie es doblemente importante, ya que el concepto de especie trasciende al objetivo inmediato de la ordenación de la variabilidad orgánica en entidades discretas y entra de lleno en el campo de la evolución. Para muchos biólogos el estudio de las especies y del proceso de especiación constituye el nexo entre microevolución y macroevolución (Futuyma 1986). Además es precisamente la variabilidad orgánica la medida de la evolución y de la diversidad taxonómica, uno de los problemas fundamentales de la biología evolutiva (Cracraft 1983a). Conseguir una definición de especie aquilatada y generalizable viene intentándose desde Platón o Aristóteles (ver Mayr 2000) y es un tema debatido con profusión a partir del siglo XIX, como resultado del afianzamiento de la teorías evolutiva. Es en ese momento cuando surgen numerosos intentos para conseguir un sincretismo entre la aparente discontinuidad de los seres vivos y la evolución, que implica todo lo contrario, es decir, una continuidad entre todos los seres vivos.

El resultado es que actualmente se pueden contar más de veinte conceptos diferentes de especie (Tabla 1) buena parte de los cuales se diferencian por pequeños matices (Tabla 2) y no son de uso habitual, por ello nos vamos a limitar a comentar aquellos que son más utilizados, o los que tienen mayor repercusión por la riqueza del concepto que encierran.

Concepto Tipológico

Utilizado por Linneo y precursores, fue el único empleado hasta comienzos del siglo XX y sigue siendo aplicado, aunque no con total aceptación, a la hora de definir nuevas especies y el correspondiente holotipo (ejemplar tipo que constituye el modelo o referente de una especie). Un individuo se considera perteneciente a una determinada especie si se ajusta lo suficiente, en una serie de caracteres esenciales, al ejemplar tipo. El concepto fijista de la vida aceptaba sin ninguna duda la distinción entre especies por criterios de identidad morfológica.

Este concepto posee la ventaja de que es muy pragmático y en cierta manera fácil de aplicar. El problema fundamental es que no tiene en cuenta el aspecto evolutivo de los caracteres. Con anterioridad al siglo XIX los naturalistas estaban muy ocupados haciendo el inventario de las especies existentes en la naturaleza, sin más

Tabla 1

Relación de los diferentes conceptos de especie desarrollados hasta hoy día (Modificado de Hey 2001)

• Concepto de Agamospecie
• Concepto Biológico
• Concepto Cladístico
• Concepto Cohesivo
• Concepto de Especies Compuestas
• Concepto Ecológico
• Concepto Evolutivo
• Concepto de Concordancia Genealógica
• Concepto Genético
• Concepto de Cluster Genotípico
• Concepto de Hennig
• Concepto Internodal
• Concepto Morfológico
• Concepto No Dimensional
• Concepto Fenético
• Concepto Filogenético (varias versiones)
• Concepto Politético
• Concepto Competencia Reproductora
• Concepto Sucesional
• Concepto Taxonómico

pretensiones, y el método que ellos usaban para la discriminación de éstas, fue reconocerlas por sus diferencias morfológicas con relación a las especies ya conocidas. Además, incluso en la actualidad, muchos taxónomos están más interesados en discriminar toda la variación taxonómica discreta que existe en la naturaleza que en conocer el proceso que ha conducido a esa variación. La aparición de las teorías evolutivas y de nuevas técnicas de estudio han tenido una importancia capital en el desarrollo de los nuevos conceptos.

Concepto Biológico

La aceptación y desarrollo de la teoría de la evolución provocó un cambio en la filosofía de la clasificación de los seres vivos, buscando a partir de entonces no sólo una forma de ordenarlos, sino además reproducir lo más certeramente las relaciones evolutivas o filogenéticas que existen entre todos los elementos clasificados, eso llevó a la aparición de nuevas escuelas y métodos de clasificación pero indudablemente también a un cambio en la concepción de lo que representaban las especies. Asumir la variabilidad en la descendencia suponía asumir la variabilidad dentro de las especies y por tanto que esas unidades discretas que representaban las especies dejaban de serlo. El nuevo problema radicaba en precisar el rango de variabilidad que debía de aceptarse dentro de cada espe-

Tabla 2

Autor (es), y definición de algunos conceptos de especie. Como información al lector se señala el año en el que se realizó cada una de las descripciones. Salvo que se haya usado en el texto, estas referencias no se incluyen en la bibliografía

Concepto Biológico (primera versión)	Dobzansky, 1937	Desde el punto de vista dinámico, la especie representa aquel estadio de divergencia evolutiva, en el cual la diversidad de formas (entes) en algún momento real o potencial, llega a segregarse en dos o más grupos que son fisiológicamente incapaces de entrecruzarse.
Concepto Biológico	Mayr, 1942	Las especies son grupos de poblaciones actual o potencialmente reproductoras que están reproductivamente aisladas de otros grupos similares.
Concepto Bioeconómico	Ghiselin, 1974	Las especies, son las unidades más extendidas en la economía natural, de tal manera que la competencia reproductora ocurre entre sus elementos.
Concepto Filogenético (versión 1)	Cracraft, 1987	El mínimo cluster de organismos, dentro del cual hay un modelo parental de ancestro y descendiente, y que es diagnosticablemente distinto de otros clústeres similares.
Concepto Filogenético (versión 2)	Mishler y Brandon, 1987	Una especie es el menor taxón reconocido en una clasificación, en el cual los organismos son agrupados por la evidencia de monofiletismo (usualmente, pero no solamente, por la existencia de sinapomorfias), que es considerado como especie por ser el menor linaje importante merecedor de un reconocimiento formal. Importante se refiere a la acción de aquellos procesos que son dominantes en la producción y el mantenimiento de linajes en un caso particular.
Concepto Filogenético (Versión 3)	Mishler y Theriot, 2000	Una especie es el menor taxón reconocido en una clasificación filogenética. En este tipo de clasificación, los organismos se agrupan en especies por evidencias de monofiletismo, en vez de a un nivel más alto porque son el menor grupo monofilético que merece un reconocimiento formal a causa del grado de apoyo para su monofiletismo y/o a causa de su importancia en los procesos biológicos que operan en el linaje en cuestión.
Concepto Filogenético (Versión 4)	Wheeler y Platnick, 2000	La especie es la más pequeña agregación de poblaciones (en organismos sexuales) o de linajes (en organismos asexuales) diagnosticables por una única combinación de caracteres.
Concepto Evolutivo (versión 1)	Simpson, 1961	Una especie evolutiva es un linaje (una ancestro-descendiente secuencia de poblaciones) que evoluciona separadamente de otros y con su propio papel y tendencias en la evolución.
Concepto Evolutivo (versión 2)	Wiley, 1978	Una especie es un linaje no ramificado cuya secuencia de poblaciones u organismos ancestro descendiente, mantiene su identidad frente a otros linajes y que tiene sus propias tendencias evolutivas y destino histórico.
Concepto Cohesivo	Templeton, 1989	El mayor grupo posible de organismos que tienen potencial para un intercambio genético o demográfico.

cie. El criterio clásico de especie (tipológico o morfológico) no daba ninguna respuesta y ésta se encuentra por primera vez en el concepto biológico de especie (Tabla 2) según el cual se considera que no sólo las características morfológicas pueden servir para definir a una especie, sino que la existencia de un aislamiento reproductor justifica, en último extremo, la validez o no de los caracteres morfológicos utilizados.

Este concepto es también muy intuitivo y la introducción del aislamiento reproductor es su principal aportación pero es también su principal escollo. La introducción del requisito “potencialmente” en la definición de Mayr (Tabla 2) provoca algunas dificultades a la hora de aplicar este concepto a poblaciones reales, pero es una aportación importante ya que tiene muy en cuenta la posibilidad de que dos poblaciones aisladas históricamente, que incluso hayan podido presentar alguna desviación de tipo fenotípico, mantengan sin embargo la posibilidad de entrecruzarse si se pierde ese aislamiento (Fig. 3). Puesto que sólo muy raramente, las especies son identificadas por criterios reproductores, la existencia de poblaciones espacialmente separadas dificulta el establecimiento de su status real de especie por criterios reproductores. Este inconveniente junto con la existencia de organismos asexuales, representan los dos problemas más importantes para la aceptación general de este concepto (ver Futuyma 1986). Mayr (2000) resuelve parte de los problemas señalando que dos especies próximas y simpátricas retienen sus características de especie, no porque ellas sean diferentes en algunos caracteres taxonómicos, sino porque están genéticamente programadas para no poderse mezclar. Ésto sólo podría ocurrir cuando dos especies están próximas entre sí, en un punto de contacto y no hay duda de que es la barrera reproductiva la que impide que estas especies se mezclen.

Concepto Evolutivo

Cuando en las clasificaciones se buscan las relaciones filogenéticas y por tanto la reconstrucción de los procesos evolutivos lo más certeramente posible, se hace necesario incorporar nuevos conceptos de especie, cambiar la visión horizontal propia de los conceptos tipológicos o biológicos e introducir una visión vertical, es decir evolutiva o histórica en el concepto de especie.

En esta línea aparecen los conceptos evolutivos y los filogenéticos. Así, casi paralelamente con el desarrollo del concepto biológico surgió el concepto de especie evolutiva por parte de Simpson (1961) (Tabla 2). La principal aportación de Simpson es la visión evolutiva y espacio-temporal de la especie, de la que carecen los anteriores conceptos. Simplificando y siguiendo a Hennig (1968) y Ghiselin (1974, 1981) el concepto evolutivo de especie implica que existe un origen, una existencia y un fin para cada especie (Fig. 3).

Concepto Filogenético

El concepto filogenético de especie surge como un intento por resolver el valor de esas entidades discretas

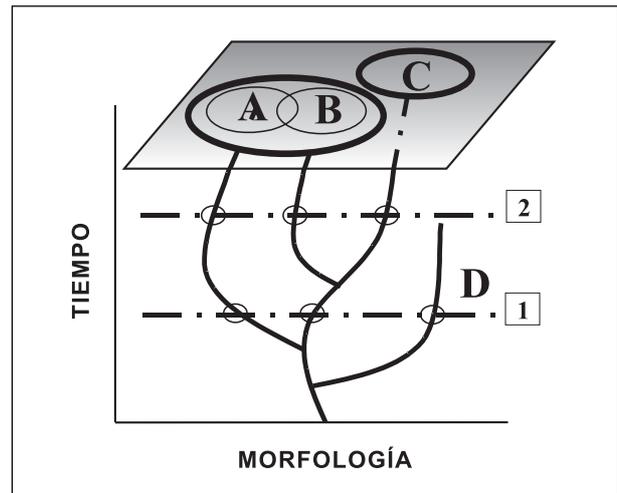


Figura 3. Representación de diferentes conceptos de especies. A, B y C constituyen especies morfológicas pero A y B son capaces de entrecruzarse en la zona de contacto por lo que en conjunto constituirían una especie biológica, igual que C. Las líneas 1 y 2 nos ponen de manifiesto la existencia de tres especies filogenéticas diferentes a lo largo del tiempo. Cada una de las ramas del árbol filogenético podría representar cuatro especies evolutivas diferentes.

(las especies) dentro de una clasificación natural en la que cada una de ellas debe proceder y/o haber dado origen a otra. En este sentido aparece una contradicción pues ni las especies morfológicas ni las biológicas son claramente, o en todos los casos, aceptadas como las unidades de la evolución (Cracraft 1983a), pero sin embargo, la evidencia es que la evolución desencadena la aparición de nuevas formas discretas o entidades, separadas entre sí de acuerdo con el proceso evolutivo que las ha originado, y que según la clasificación Linneana deberían de estar provistas de algún nombre y pasar a tener una categoría taxonómica, dentro de una estructura no necesariamente jerarquizada, pero sí relacionada filogenéticamente.

Esta nueva visión de especie surgió sobre todo a partir de la publicación del libro “Sistemática Filogenética” por Hennig en 1950 (Hennig 1968). Hennig consideró que el criterio de comunidad reproductiva, por sí sólo, no satisfacía las demandas de una sistemática filogenética, puesto que no podía ser aplicado en una dimensión temporal de la especie. Cualquier concepto potencialmente útil en sistemática filogenética debía especificar de forma precisa los límites en el tiempo de una especie. Hennig (1968) propuso que todos los individuos conectados a través de relaciones tokogenéticas (ver más adelante) constituirían una potencial comunidad reproductora y que tal comunidad podría ser denominada especie. Meier y Willmann (2000) sugieren una modificación a la definición de Hennig señalando que: las especies son poblaciones naturales reproductivamente aisladas. Se originan a través de la disolución de la especie troncal en un proceso de especiación y dejan de existir bien por extinción o por una nueva especiación (Figs. 3 y 4).

La incorporación de las relaciones tokogenéticas como parte integrante de la especie en el concepto de Hennig

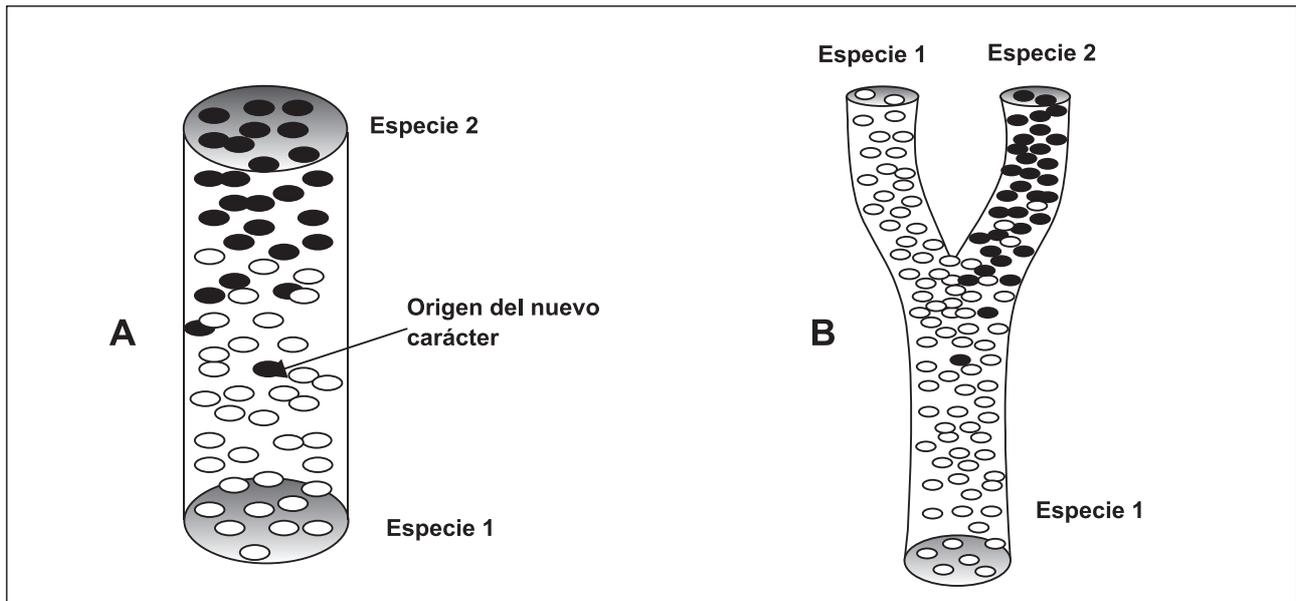


Figura 4. Las especies 1 y 2 representan especies filogenéticas. En el caso A: la especie ancestral 1 desaparece siendo substituida por la especie filogenética 2. En el caso B: la especie ancestral permanece. Este proceso es independiente de que ambas especies (1 y 2) estén en simpatria o en alopatría (modificado de Wheeler y Platnick 2000).

permite apreciar que los individuos de una población tienen entre sí y a lo largo de su historia relaciones reticulares y no exclusivamente jerarquizadas, como ocurre cuando se habla de taxones específicos o supraespecíficos (De Haro, 1999). La existencia de estas relaciones tokogenéticas impiden aplicar, de una forma estricta, el concepto de monofilia a las categorías infraespecíficas.

Para permitir una mejor comprensión de la idea de Hennig y de las relaciones tokogenéticas, Willey y Mayden (2000) nos sitúan en un paralelismo con el esquema general de las cosas. Así, los organismos multicelulares están compuestos de partes (células) relacionadas por mitosis y manifestadas por ontogenia. De la misma manera las especies están compuestas de partes (organismos individuales) relacionados por reproducción y manifestadas por tokogenia. Por último los clados están compuestos por partes (especies individuales) relacionados por especiación y manifestados por filogenia. De esta manera Ontogenia, Tokogenia y Filogenia no son procesos sino que son el resultado de procesos.

Además del concepto de Hennig existen otras versiones diferentes del Concepto Filogenético de Especie (Tabla 2). Pero una vez más, en lugar de cerrar problemas, el nuevo concepto suscita nuevos comentarios y disputas. Avise y Wollenberg (1997) señalan que la diferencia entre los conceptos biológicos y filogenéticos de especie es “ilusoria” y que se debe al distinto origen de ambos conceptos, uno, el Concepto Filogenético enraizado en la biología filogenética (macroevolución) y el otro, el Concepto Biológico, enraizado en la genética de poblaciones (microevolución). Concluyen que la historia de la ascendencia de una especie y los lazos reproductivos son aspectos filogenéticos relacionados entre sí y que conjuntamente explican la discontinuidad biológica (véase Capítulo 18).

Discusión

¿Qué hacer ante tantos conceptos diferentes? Como se ha podido ver el concepto de especie ha ido cambiando paralelamente con los conocimientos y los métodos utilizados. La cantidad de críticas a favor y en contra que han recibido los diferentes conceptos de especie es demasiado alta como para reflejarlas en este capítulo, una revisión de todas ellas se puede encontrar en Wheeler y Meier (2000). Ante este maremagnum, quizás la opinión de Cracraft (2000) puede ser la más adecuada, este autor concluye que la realidad es que cada uno de los autores de los diferentes conceptos propuestos consideran que el “suyo es el mejor” y que la existencia de diferentes intereses científicos es la que va a condicionar de forma muy importante la elección o la necesidad de los diferentes conceptos de especie. Vamos a analizar a continuación las ventajas e inconvenientes en la aplicación de cada uno de los diferentes conceptos.

Especie morfológica y especie biológica parecen dos términos distantes uno de otro, sin embargo hay que tener en cuenta que en muchos casos los taxónomos, aunque se basan exclusivamente en características morfológicas para describir nuevas especies, asumen que las diferencias morfológicas encontradas son lo suficientemente grandes como para evidenciar la existencia de un aislamiento reproductivo entre estas especies (Futuyma 1986). Volviendo a los ejemplos utilizados en la introducción del concepto de especie, el reconocimiento de que las dos formas de la *Araschnia levana* pertenecen sin ningún tipo de duda a la misma especie se debe a la existencia de una misma entidad reproductora y a la existencia de una relación ancestro-descendiente para las dos formas. De la misma manera, el aislamiento reproductor de las especies similares refuerza el valor diagnosticable de las pequeñas di-

ferencias morfológicas que puedan existir entre ellas. Por tanto se considera que la ausencia de entrecruzamiento entre dos especies próximas es algo consustancial o inherente con el concepto de especie, con lo que, de forma implícita, se apoya al Concepto Biológico de Especie. Ante los problemas del Concepto Biológico para poder ser aplicado de forma estricta, es el Concepto Morfológico de Especie el más práctico y el más pragmático y muchos de sus resultados son corroborados con el uso de las nuevas técnicas de secuenciación de ADN como ocurre por ejemplo en los Anfibios (Hanken 1999).

Sobre el concepto biológico de especie Mayr (2000) dice que “El concepto de especie biológica ha sido casi universalmente aceptado por estudiantes del comportamiento, la mayoría de los ecólogos y aquellos taxónomos animales que hacen revisiones de géneros y familias y por los biólogos moleculares. Los taxónomos que trabajan sobre escasos taxones (especialmente paleontólogos), los que catalogan colecciones con un orden cladista para los altos taxones, con taxonomía de plantas y con organismos asexuales prefieren no tener un concepto definitivo de especie, sino una metodología para delimitar las especies taxon”.

El concepto evolutivo introduce la variable espacio-temporal que es muy interesante, pero es difícilmente aplicable, salvo en el caso de la paleontología. De todas formas este concepto y el concepto filogenético están muy próximos entre sí. Wiley y Mayden (2000) ven al Concepto Evolutivo de Especie como idéntico con la parte central de la filosofía de Hennig (1968), al considerar las especies como líneas evolutivas (Fig. 3).

En el caso del concepto filogenético de especie, una de las ventajas es que elude el problema de la especie biológica y la necesidad de incorporar el criterio del aislamiento reproductor en la identificación de una especie, ya que la especie filogenética se reconoce estrictamente en función de su valor como taxón evolutivo, el cual se evidencia por la presencia de caracteres compartidos dentro y entre poblaciones. Así en el caso de que dos taxones próximos puedan hibridar, estos taxones se considerarán especies si cada uno es diagnosticable como un taxón discreto, quedando los híbridos sin incluir en ninguno de los dos taxones previos (Cracraft 1983b) o pudiendo ser considerados estos híbridos como nuevas especies (Fig. 5). La justificación a este razonamiento es que estos taxones han tenido una historia filogenética y geográfica distinta entre sí, con anterioridad a la existencia de una hibridación y es esta historia evolutiva y geográfica la que les permite ser reconocidos como especies filogenéticas independientes a pesar de no existir aislamiento reproductor.

En síntesis, la problemática creada en torno a qué es una especie o no y la profusión de conceptos y de las correspondientes críticas a cada uno de ellos se debe, en buena medida, a que el concepto de especie intenta aportar soluciones a dos campos que no siempre tienen el mismo objetivo: la taxonomía y la evolución. En el campo de la taxonomía la especie es la unidad de referencia para ordenar todos los seres vivos y para elaborar todo el sistema jerarquizado de taxones utilizados para clasificar a los

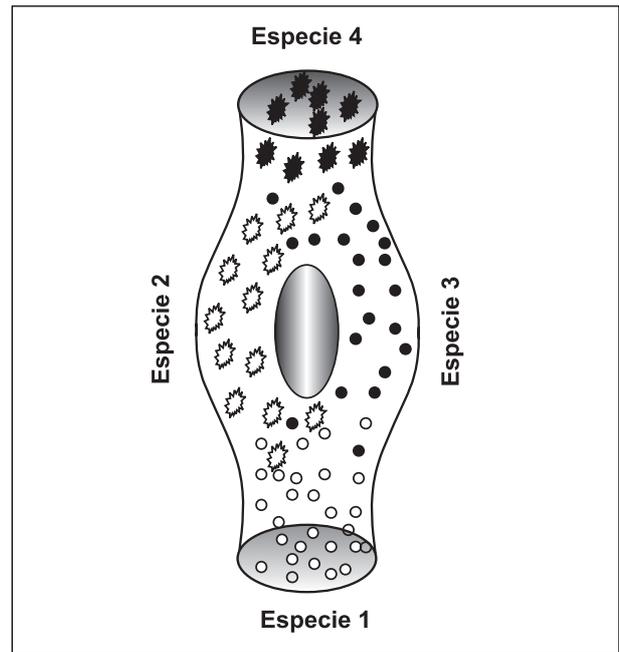


Figura 5. La especie ancestral 1 en algún momento de su evolución da lugar a dos nuevas poblaciones que se aíslan geográficamente y reproductivamente y divergen en su morfología. Puestas de nuevo en contacto pueden originar híbridos fértiles y dar lugar a nuevos morfotipos y a una nueva especie. Estas especies representan cuatro especies filogenéticas diferentes pero una sola especie biológica (modificado de Willman y Meier, 2000).

seres vivos. Si la clasificación que hacemos es una clasificación natural (ver más adelante) entonces la especie pasaría a ser considerada también como la unidad de medida de la evolución, y en ese caso, el concepto de especie debe reunir otros requisitos, fundamentalmente el carácter temporal.

En el campo de la evolución, buena parte de los requerimientos que se necesitan para que se produzca una especiación genética es el aislamiento reproductor (ver Capítulo 18). De acuerdo con ello la especie biológica se correspondería con la unidad de la evolución, pero no en todos los casos sería así pues, si tenemos en cuenta que el aislamiento reproductor puede actuar con frecuencia sobre los diferentes morfotipos de una especie polimórfica, entonces, las unidades de la evolución serían cada uno de los morfotipos de la especie polimórfica y no la especie biológica o la especie morfológica.

El que las especies sean originadas por procesos diversos (ver Capítulo 18) puede ser la razón de la dificultad para encontrar una definición válida para todos los casos.

Clasificación de los seres vivos

La clasificación tiene como objetivo ordenar o incluir los seres vivos dentro de grupos y proporcionar un esquema de dicha ordenación. Básicamente el proceso de clasificación consiste en analizar los modelos de distribución

Tabla 3

Relación de las categorías taxonómicas de mayor uso. Como ejemplo se recoge el encuadre taxonómico de *Parnassius apollo ardanazi* un lepidóptero que vive en la Cordillera Cantábrica.

(El encuadre taxonómico puede diferir en algunos detalles según autores)

Categoría taxonómica	Grupos animales incluidos
Reino Animal	Todos: Poríferos, Cnidarios, Nematodos, Anélidos, Artrópodos, Moluscos, Cordados, etc
Phylum Artropoda	Quelicerados, Miriápodos, Insectos, Crustáceos
Subphylum Atelocerata	Miriápodos, Insectos
Superclase Hexapoda	Insectos en sentido amplio: Colémbolos, Proturos, Dipluros e Insectos en sentido estricto
Clase Insecta	Insectos en sentido estricto: apterigotas y pterigotas
Subclase Pterigota	Insectos alados: Ortópteros, Dípteros, Himenópteros, Lepidópteros, Tricópteros y otros
Orden Lepidoptera	Mariposas: Zeuglópteros, Monotrysia y Dityrsia
Suborden Dityrsia	Tineoideos, Cosoideos, Zigenoideos, Piraloides, Papilionoideos, Geometroideos y otros
Superfamilia Papilionidea	Ninfálidos, Licénidos, Papiliónidos, Satíridos y otros
Familia Papilionidae	Papilios, <i>Parnassius</i> y otros
Subfamilia Parnassiidae	<i>Parnassius</i> , <i>Zerynthia</i> , <i>Kailasius</i> y otros
Tribu Parnassiini	<i>Parnassius</i> y otros
Genero Parnassius	Dieciocho especies, entre ellas: <i>apollo</i> , <i>mnemosyne</i> , <i>glacialis</i> , <i>clodius</i> y otras
Especie apollo	Numerosas subespecies, entre ellas: <i>hispanicus</i> , <i>ardanazi</i> , <i>nevadensis</i> , <i>gadorensis</i> , <i>odriozolae</i> , <i>pyrenaicus</i> y otras
Subespecie ardanazi	Exclusivamente esta subespecie que vive en la Cordillera Cantábrica

de los caracteres entre los organismos, para ello los especímenes son agrupados en especies, las especies en géneros, los géneros en familias, etc. (ver Tabla 3), es decir en unidades discretas denominadas taxones. Sin embargo volvemos a encontrarnos de nuevo diferencias de criterios en cuanto al valor de los caracteres y en cuanto a qué es lo que se quiere reflejar en esa clasificación final que obtengamos. Estas diferencias de criterio han ido paralelas con las que hemos comentado sobre el concepto de especie.

Taxonomía y Sistemática

Antes de profundizar en los criterios de clasificación vamos a revisar dos conceptos que han sido y van a ser utilizados con mucha frecuencia: taxonomía y sistemática, pero que suelen utilizarse de forma equívoca, imprecisa o sinónima. Para complicar la situación, ambas disciplinas tienen el mismo objetivo final, que es reflejar la historia evolutiva de los seres vivos en una ordenación que sea una reproducción de ésta.

Una de las definiciones más adecuadas es la de Quicke (1993) según el cual la taxonomía es una disciplina que incluye diferentes áreas que se ocupan de la descripción y denominación de los nuevos taxones (nomenclatura), la posición de los organismos en un sistema adecuado de clasificación y la construcción de sistemas (claves) de identificación para grupos determinados de organismos. Simpson (1990) y Mayr y Ashlock (1991) también asumen la confusión existente entre estos términos y proporcionan sendas definiciones, que difieren de la anterior en pequeños matices.

En cuanto al concepto de sistemática también nos parece más apropiada la idea de Quicke (1993) ya que según este autor la taxonomía es sólo una parte de la sistemática la cual añade los aspectos teóricos y prácticos de la evolución, la genética y la especiación. Para Simpson (1990) la sistemática es el estudio científico de los tipos y diversidad de organismos y de las relaciones evolutivas existentes entre ellos. Mayr y Ashlock (1991) consideran que la Sistemática es la ciencia de la diversidad de los organismos.

De acuerdo con la práctica habitual se podría decir que la rama de la biología que se ocupa de establecer los diferentes taxones, las relaciones jerárquicas entre ellos y las diferentes normas que deben existir para establecer esta jerarquía es la que podíamos denominar Taxonomía y puede definirse como: aquella parte de la Sistemática que se ocupa de la ordenación de los animales y plantas en diferentes grupos o taxones. Por su parte, la Sistemática sería

aquella rama de la biología que establece los criterios por los cuales se ordenan a los animales y plantas, tratando de encontrar y de explicar las relaciones filogenéticas entre ellos y sus ancestros.

Por tanto la ordenación taxonómica reproduce una estructura jerarquizada en la que cada uno de los grupos que corresponden a una categoría determinada constituye un taxón. Las categorías jerarquizadas establecidas y reconocidas por el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica se pueden ver en la Tabla 3.

Clasificación. Escuelas Tipológica o Linneana, Fenética o Numérica y Cladística

La tradicional subjetividad achacada a la taxonomía a la hora de establecer las agrupaciones de los organismos, o incluso a la hora de la aceptación de nuevos taxones (una buena especie era todo aquello que un taxónomo reputado consideraba que era una buena especie (Funk y Brook 1990)) impedía crear las bases adecuadas para que

la taxonomía pudiera ser considerada como una disciplina con un método riguroso. Esta situación dio lugar a que se impusieran criterios más objetivos para determinar cuándo una especie pertenecía a un nuevo taxón o no, o las relaciones que debían de existir entre diferentes taxones. Teniendo en cuenta los criterios actuales de clasificación, la ordenación y la posición en la que se colocan a las especies debe responder a criterios de parentesco. Uno de los preceptos fundamentales es que el taxón debe ser monofilético, lo que quiere decir que el conjunto de organismos que constituyen un determinado taxón debe tener antecesores comunes. Las relaciones filogenéticas resultan de la historia evolutiva seguida por los organismos. Por ello una clasificación debe reflejar esta historia si pretende estar basada en relaciones filogenéticas. En este sentido y paralelamente con la evolución del concepto de especie, nos encontramos con tres escuelas de clasificación.

Escuela Tipológica o Linneana

Los primeros criterios utilizados para la ordenación de los animales se basaban en el principio de la jerarquización de los caracteres establecido por Linneo por lo que eran independientes de las relaciones filogenéticas. Los taxónomos clásicos se fijaban en los caracteres morfológicos externos y en el parecido o semejanza y no se intentaba reflejar ninguna historia evolutiva, puesto que tanto Linneo como buena parte de sus contemporáneos eran creacionistas. Uno de los mayores problemas que tiene esta ordenación es que no tiene en cuenta el valor de las homologías o de las analogías.

Escuela Fenética o Numérica

Durante los años 60 surgió la Taxonomía Numérica o también denominada Fenética y fue especialmente desarrollada por Sneath y Sokal (1973).

Su argumento es que no es posible conocer con certeza cuál es la filogenia más correcta. Por tanto, en lugar de establecer las clasificaciones basadas en reconstrucciones hipotéticas de la historia filogenética de un grupo animal, los organismos deben ser clasificados estrictamente de acuerdo con nuestra conveniencia, como los libros en una librería. Así los fenetistas dicen que si se evitan todas las consideraciones sobre la evolución de los taxones y simplemente se miden tantos caracteres como sea posible, entonces se pueden generar clasificaciones basadas en similitudes, que serán los sistemas más útiles. El argumento principal es que si las similitudes fenéticas son un reflejo de la similitud genética, entonces una amplia muestra de caracteres puede representar una larga muestra de un genoma.

Las bases teóricas de esta escuela, expuestas muy someramente, son las siguientes: (a) La similitud morfológica es un reflejo del parentesco filogenético y evolutivo, (b) La similitud morfológica es cuantificable y (c) La cuantificación de esta similitud, y su tratamiento matemático, permite elaborar agrupaciones de unidades taxonómicas

operacionales que constituyen una taxonomía empírica, objetiva y reproducible por cualquier otro taxónomo.

El método consiste básicamente en codificar mediante números, diferentes caracteres, cuantos más mejor. A estos caracteres codificados se les aplican varios procedimientos matemáticos, generalmente índices de afinidad, que dan como resultado unos dendrogramas que reflejan la similitud y por tanto la distancia fenética, lo que se asume como una distancia genética y por tanto como una medida del parentesco filogenético entre los taxones utilizados.

Esta escuela no duró más de un decenio. Uno de los mayores inconvenientes de este sistema de clasificación es que no tiene en cuenta tampoco las homologías y que las ausencias juegan a veces un papel más importante que las presencias. Este método falla por no tener en cuenta el hecho de que miembros de un taxón son similares entre sí porque tienen una herencia común, pero no pertenecen al mismo taxón porque sean similares, ya que las similitudes pueden ser resultado de convergencias, lo que no es detectado por el método fenético.

Escuela Cladista

Desarrollada por Hennig en 1950 (Hennig 1968), su aparición fue más o menos simultánea con la Taxonomía Fenética, pero no se generalizó hasta hace unos veinte años, constituyendo actualmente una auténtica revolución en el campo de la sistemática. La contribución más importante de Hennig es que él daba mucha importancia a la reconstrucción filogenética tomando como base el seguimiento de los caracteres derivados, pero además proporcionó un método para poder llevar a cabo estos análisis filogenéticos. Él denominó a su método como Sistemática Filogenética y actualmente se conoce también como Cladística. Es el método más empleado hoy día, independientemente de la naturaleza o cantidad de caracteres utilizados. El desarrollo de las modernas técnicas computacionales no han hecho más que potenciar la utilidad y eficacia de este método. Se han desarrollado diferentes programas que permiten analizar caracteres morfológicos, moleculares, estratigráficos, etc. (<http://evolution.genetics.washington.edu/phylip/software.htm>) (ver también Maddison y Maddison 1992).

El problema con el que se encontraba la sistemática, hasta ese momento, era que una agrupación en base a similitudes no reflejaba necesariamente un parentesco o una historia evolutiva común ya que la similitud podía deberse a evoluciones convergentes o paralelas (homoplasias), las cuales acarrearían bastantes conflictos a la hora de establecer las relaciones filogenéticas. Era necesario, por tanto, distinguir claramente entre caracteres análogos, que no pueden utilizarse para deducir filogenias, y caracteres homólogos, los cuales evidencian siempre una historia evolutiva común. Además, según el momento de aparición del carácter utilizado, éste sería de utilidad para establecer filogenias o no, por ejemplo, la existencia de vértebras dentro de los vertebrados no da ninguna información útil para clasificar a los vertebrados, pero sí a los vertebrados con respecto al resto de los cordados.

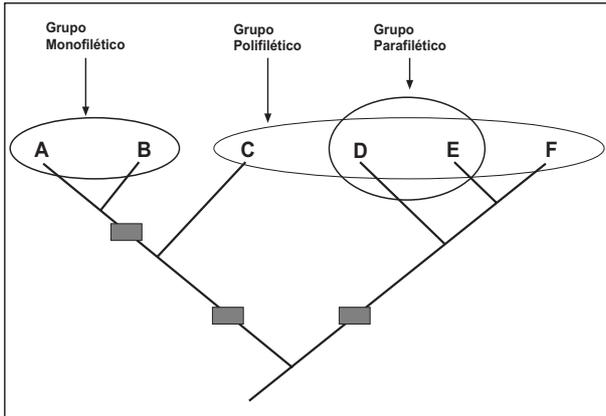


Figura 6. Ejemplo de grupos monofiléticos, parafiléticos y polifiléticos. Los rectángulos representan sinapomorfías que definen a los grupos A + B, A + B + C y D + E + F. Aceptando como válido el árbol filogenético representado, pueden escogerse otros grupos monofiléticos, polifiléticos y parafiléticos además de los utilizados como ejemplo.

Otra ventaja de la cladística es el poder construir filogenias que puedan ser comprobadas. La metodología es parecida a la sistemática numérica, pero la diferencia fundamental es que en cladística se discute el valor evolutivo de los caracteres. Tienen muy en cuenta si un carácter es primitivo (plesiomórfico) o derivado (apomórfico). Para ello es necesaria la inclusión de un grupo externo (“out-group”) y la atribución de una serie de propiedades a los caracteres (polaridad, irreversibilidad, posibilidad de mutar de un carácter a otro, etc.) lo que permite reconstruir una filogenia eludiendo el problema de la circularidad, es decir, sin ninguna asunción previa, excepto en la elección del grupo externo.

Este método permite distinguir entre dos tipos de homologías, las resultantes de caracteres ancestrales heredados (plesiomorfías) y las resultantes de caracteres recientes o derivados (apomorfías). Estas últimas son las más válidas para la interpretación del proceso evolutivo.

El proceso se centra en el descubrimiento de los caracteres recientes compartidos (sinapomorfías) que pongan en evidencia la relación filogenética entre los grupos que los ostentan.

Filogenia

La palabra Filogenia ya ha sido usada a lo largo de este capítulo, pues va íntimamente ligada a taxonomía y sistemática. Se puede definir como la parte de la biología que estudia las relaciones de afinidad y parentesco de los animales, tratando de dilucidar, en lo posible, el origen y la historia evolutiva de los taxones.

Para la reconstrucción filogenética se utilizan árboles filogenéticos, denominados dendrogramas cuando lo que se representan son distancias de similitud y han sido elaborados a partir de un método fenético o numérico o bien cladogramas cuando se ha utilizado un método cladístico. Según que en un determinado taxón o clado se incluyan a todos los descendientes o no de un mismo antecesor,

entonces podremos hablar de grupos monofiléticos, polifiléticos o parafiléticos (Fig. 6). Toda clasificación o reconstrucción filogenética debe obtener grupos monofiléticos, para ello es muy importante tener en cuenta el error que pueden introducir las convergencias, las cuales se pueden poner de manifiesto en muchos casos únicamente con el conocimiento de la morfología comparada, la bioquímica, genética o el desarrollo embrionario.

Una de las más importantes contribuciones que los estudios filogenéticos, y con ellos la taxonomía y sistemática, pueden hacer a otras ramas de la Biología es que permiten la separación de posibles caracteres equívocos en los estudios de biología comparativa. El “Método Comparativo” de comprobación de hipótesis, utilizado en primer lugar por Darwin, ha sido especialmente desarrollado por Harvey y Pagel (1991) y es de gran utilidad para poder discernir cuándo un determinado aspecto, ecológico, fisiológico, etológico, etc, es intrínseco a un determinado taxón o población o, por el contrario, es dependiente de la historia evolutiva de ese taxón, de la filogenia al fin y al cabo. También permite ver con certeza la historia evolutiva de un carácter y si éste realmente ha aparecido varias veces a lo largo de la evolución o no. El problema con el que se encuentra este método es que en muchos grupos animales las filogenias no están bien establecidas, por lo que los resultados en esos casos pueden ser erróneos.

La utilización de la filogenia en el método comparativo, es quizás una de las evidencias más claras de la contribución de la Taxonomía y Sistemática al estudio de la evolución, resaltando por tanto el interés de los trabajos taxonómicos y quitándoles ese papel tan estático y descriptivo que les resulta casi inherente o ese papel de “coleccionista” (Mayr y Ashlock, 1991).

La incorporación de las técnicas de secuenciación de ADN a los estudios filogenéticos permite disponer de unos criterios objetivos donde existía un componente subjetivo muy importante. Actualmente las filogenias construidas con datos moleculares no implican el abandono de los criterios morfológicos, es más, en muchos casos, existe una retroalimentación que permite que una filogenia molecular y una morfológica se apoyen mutuamente cuando los resultados son congruentes, existiendo una tendencia hacia la utilización simultánea de caracteres morfológicos y moleculares para elaborar la filogenia (ver Carpenter y Wheeler 1999).

Otras posibilidades de las técnicas moleculares, en la reconstrucción de la filogenia, es que permiten, dentro de unos márgenes, establecer las tasas de especiación o de extinción, obtener información sobre las posibles causas de especiación en un grupo concreto, o establecer la cronología de los diferentes momentos de especiación o de extinción (Barraclough y Nee 2001; Caccone y Sbordoni 2001).

Agradecimientos

Agradecemos a Manuel Soler su paciencia y la exhaustiva revisión de este manuscrito, y a Francisco Perfectti sus provechosos comentarios tras la revisión del manuscrito.

Bibliografía

- ANTONOVICS, J., IWASA, Y. y M.P. HASSELL. 1995. A generalized model of parasitoid, venereal, and vector-based transmission processes. *Am. Nat.* 145: 661-665.
- AVISE, J.C. y WOLLENBERG, K. 1997. Phylogenetics and the origin of species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94: 7748-7755.
- BALMFORD, A. 1998. On hotspots and the use of indicators for reserve selection. *Trends Ecol. Evol.* 13 (10): 409.
- BARRACLOUGH, T.G. y NEE, S.. 2001. Phylogenetics and speciation. *Trends Ecol. Evol.* 16: 391-399.
- BELLÉS, X. 1998. Supervivientes de la biodiversidad. Rubes Ed. Barcelona. 142 p.
- BOUDREAU, M.A. y MUNDT, C.C. 1997. Ecological approaches to disease control. En: *Environmental Safe Approaches to Crop Disease Control*. Rechcigl, N.A. y J.E. Rechcigl. CRC Press, Boca Raton, pp. 33-62.
- BOWEN, B.W. 1999. Preserving genes, species, or ecosystems? Healing the fractured foundations of conservation policy. *Molecular Ecology* 8 (S12): S5-S10.
- BRUNER, A.G., R.E. GULLISON, R.E. RICE, G.A.B. DA FONSECA. 2001. Effectiveness of Parks in Protecting Tropical Diversity. *Science* 291: 125-128.
- CACCONI, A. y SBORDONI, V. 2001. Molecular biogeography of cave life: a study using mitochondrial DNA from bathysciine beetles. *Evolution* 55: 122-130.
- CARPENTER, J.M. y WHEELER, W.C. 1999. Towards simultaneous analysis of morphological and molecular data in Hymenoptera. *Zoologica Scripta* 28: 251-260.
- CAUGHLEY, G.C. 1993. Directions in conservation biology. *Journal of Animal Ecology* 63: 215-244.
- COSTANZA, R., D'ARGE, R., DE GROOT, R., FARBER, S. GRASSO, M., HANNON, B., LIMBURG, K., NAEEM, S., O'NEILL, R.V., PARUELO, J., RASKIN, R.G., SUTTON, P., VAN DEN BELT, M. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253-260.
- CRACRAFT, J. 1983a. Species concepts and speciation analysis. *Curr. Ornithol.* 1: 159-187.
- CRACRAFT, J. 1983b. Cladistic analysis and vicariance biogeography. *Am. Sci.* 71: 273-281.
- CRACRAFT, J. 2000. Species concept in theoretical and applied biology: A systematic debate with consequences. En: Wheeler, Q.D. y R. Meier (eds): *Species concept and phylogenetic theory*. Pp: 3-16. Ed. Columbia University Press. New York.
- DE HARO, J.J. 1999. ¿Qué es una especie? *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa* 26: 105-112.
- ELTON, C.S. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen & Co. London.
- FUHRMAN, J.A. y CAMPBELL, L. 1998. Marine ecology: microbial microdiversity. *Nature* 393: 410-411.
- FUNCH, P. y KRISTENSEN, R.M. 1995. Cyclophora is a new phylum with affinities to Entoprocta and Ectoprocta. *Nature* 378: 711-714.
- FUNK, V.A. y BROOK, D.R. 1990. *Phylogenetic systematics as the basis of comparative biology*. Smithsonian Institution Press. Washington.
- FUTUYMA, D.J. 1986. *Evolutionary Biology*. Sunderland, England: Sinauer Associates.
- GHILAROV, A. 1996. What does 'biodiversity' mean- scientific problem or convenient myth? *TREE* 11: 304-306.
- GHISELIN, M.T. 1974. A radical solution to the species problem. *Systematic Zoology* 23: 536-544.
- GHISELIN, M.T. 1981. Categories, life, and thinking. *Behavioral and Brain Sciences* 4: 269-313.
- GOLDSTEIN, P.Z. 1998. Functional Ecosystems and Biodiversity Buzzwords. *Conservation Biology* 13: 247-255.
- GOTELLI, N.J. y ENTSMINGER, G.L. 2001. *Ecosim: Null models software for ecology*. Version 7.19. Acquired Intelligence Inc. & Kesity-Bear. <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>.
- HANKEN, J. 1999. Why are there so many new amphibian species when amphibians are declining? *Trends Ecol. Evol.* 14: 7-8.
- HARVEY, P.H. y M.D. PAGEL. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford.
- HECTOR, A., B. SCHMID, C. BEIERKUHNELEIN, M.C. CALDEIRA, M. DIEMER, et al. 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grassland. *Science* 286: 1123-1127.
- HENNIG, W. 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*. EUDEBA. Editorial Universitaria Buenos Aires.
- HEY, J. 2001. The mind of the species problem. *Trends Ecol. Evol.* 16: 326-329.
- HOWARD, P.C., VISKANIC, P., DAVENPORT, T.R.B., KIGENYI, R.W., BALTZER, M., DICKINSON, C.J., LWANGA, J.S., MATTHEWS, R.A. y BALMFORD, A. 1998. Complementarity and the use of indicator groups for reserve selection in Uganda. *Nature* 394: 472-475.
- KNOPS, J.M.H., D. TILMAN, N.M. HADDAD, S. NAEEM, C.E. MITCHELL, J. HAARSTAD, M.E. RITCHIE, K. M. HOWE, P. B. REICH, E. SIEMANN y J. GROTH. 1999. Effects of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity. *Ecology Letters* 2: 286-293.
- LANDRES, P.B., VERNER, J. V. y THOMAS, J.W. 1988. Ecological uses of vertebrate indicator species: a critique. *Conservation Biology* 2: 316-328.
- LOREAU, M. 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos* 91: 3-17.
- MACARTHUR, R.H. 1957. On the relative abundance of bird species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 45: 293-295.
- MADDISON, W.P. y MADDISON, D.R. 1992. *Mac Clade. Analysis of phylogeny and character evolution*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- MAGURRAN, A.E. 1989. *Diversidad ecológica y su medición*. Ed. Vedral. Barcelona. 200 p.
- MAYR, E. 2000. The biological species concept. En Wheeler, Q.D. y R. Meier (eds): *Species concept and phylogenetic theory*. Ed. Columbia University Press. New York (19-29).
- MAYR, E. y P.D. ASHLOCK. 1991. *Principles of Systematic Zoology*. Segunda edición. MacGraw Hill Inc, New York.
- McCANN, K. 2000. The diversity-stability debate. *Nature* 405: 228-233.
- McGEOCH, M.A. 1998. The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biol. Rev.* 73: 181-201.
- MEIER, R. y WILLMANN, R. 2000. A defense of the Hennigian Species Concept. En Wheeler, Q.D. y R. Meier (eds): *Species concept and phylogenetic theory* Pp: 167-178. Ed. Columbia University Press. New York.
- MISHLER, B.D. y THERIOT, E.C. 2000. The phylogenetic species concept (sensu Mishler and Theriot): Monophyly, Apomorphy, and Phylogenetic Species Concept. In Wheeler, Q.D. y R. Meier (eds): *Species concept and phylogenetic theory*. Pp: 44-54. Ed. Columbia University Press. New York.
- MURDOCH, W., EVANS, F. y PETERSON, C. 1972. Diversity and pattern in plants and insects. *Ecology* 53: 819-829.
- MYERS, N. 1989. Threatened biotas: "Hotspots" in tropical forests. *Environmentalist* 8: 1-20.
- MYERS, N. 1990. The biodiversity challenge: expanded hotspots analysis. *Environmentalist* 10: 243-256.
- MYERS, N., MITTERMEIER, R.A., MITTERMEIER, C.G., DA FONSECA, G.A.B., KENT, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.

- NOSS, R.F. 1990. Indicators for Monitoring Biodiversity: A Hierarchical Approach. *Conservation Biology* 4: 355-364.
- PAOLETTI, M.G. (Ed.) 1999. Invertebrate biodiversity bioindicators of sustainable landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environments*, 74 (Special issue). Elsevier Science.
- PAXTON, C.G.M. 1998. A cumulative species description curve for large open water marine animals. *J. Mar. Biol. Assoc.* 78: 1389-1391.
- PINE, R.H. 1994. New mammals not so seldom. *Nature* 368: 593.
- PRESTON, F.W. 1948. The commonness and rarity of species. *Ecology* 29:254-283.
- PURVIS, A. y HECTOR, A. 2000. Getting the measure of biodiversity. *Nature* 405: 212-219.
- QUICKE, D.L.J. 1993. Principles and techniques of contemporary taxonomy. Blackie Academic & Professional, London.
- REID, W.V. 1998. Biodiversity hotspots. *Trends Ecol. Evol.* 13 (7): 275-280.
- SCHULZE, E.D. y MOONEY, H.A. 1993. Biodiversity and Ecosystem function. Springer, Berlín.
- SIMPSON, G.C. 1961. Principles of animal taxonomy. Columbia University Press. New York.
- SIMPSON, G.C. 1990. Principles of animal taxonomy. Columbia University Press. New York.
- SNEATH, P.H.A. y SOKAL, R.R. 1973. Numerical taxonomy. Ed. W.H. Freeman and Company. San Francisco.
- SOUTHWOOD, T.R.E., BROWN, V.K. y READER, P.M. 1979. The relationships of plant and insect diversities in succession. *Biol. J. Linnean Soc.* 12: 327-348.
- TILMAN, D., KNOPS, J., WEDIN, D., REICH, P., RITCHIE, M. y SIEMANN, E. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277: 1300-1302
- TILMAN, D., WEDIN, D. y KNOPS, J. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379: 718-720.
- WALKER, B.H. 1992. Biodiversity and Ecological Redundancy. *Conservation Biology* 6: 18-23.
- WALKER, B.H. 1995. Conserving Biological Diversity through Ecosystem Resilience. *Conservation Biology* 9: 747-752.
- WHEELER, Q.D. y MEIER, R. 2000. Species concept and phylogenetic theory. Ed. Columbia University Press. New York.
- WHEELER, Q.D. y PLATNICK, N. I. 2000. The phylogenetic Species Concept. (*sensu* Wheeler and Platnick). En: Wheeler, Q.D. y R. Meier (eds): Species concept and phylogenetic theory. Ed. Columbia University Press. New York. (55-69).
- WILEY, E.O. y MAYDEN, R.L. 2000. The evolutionary species concept. En: Wheeler, Q.D. y R. Meier (eds): Species concept and phylogenetic theory. Ed. Columbia University Press. New York. (70-92).
- WILLMANN, R. y MEIER, R. 2000. A critique from the Hennigian Species Concept Perspective. En: Wheeler, Q.D. y R. Meier (eds): Species concept and phylogenetic theory. Ed. Columbia University Press. New York. (101-118).

Lecturas recomendadas

- (1) BELLÉS, X. 1998. *Supervivientes de la biodiversidad*. Rubes Ed. Barcelona. De forma sintética se tocan gran parte de los conceptos de biodiversidad, especialmente los de carácter más aplicado y con repercusión más directa en las sociedades humanas. Un libro ameno que enfoca desde una perspectiva científica un problema social, la pérdida de biodiversidad.
- (2) QUICKE, D.L.J. 1993. *Principles and Techniques of Contemporary Taxonomy*. Blackie Academic & Professional, London. Tiene unos capítulos generales sobre concepto de especie, taxón, fenética y cladística, nomenclatura y clasificación, pero lo más útil son los capítulos dedicados a revisar la utilidad y métodos de la citotaxonomía, quimiotaxonomía, inmunotaxonomía, taxonomía molecular y paleotaxonomía, aspectos no tratados con esta amplitud en ninguna otra obra.
- (3) MAGURRAN, A.E. 1989. *Diversidad ecológica y su medición*. Ed. Vedral. Barcelona. En este libro se hace un repaso a los índices de diversidad, explicando en qué aspectos son más adecuados unos u otros.
- (4) HOWLETT, R. y R. DHAND (Eds.). 2000. *Nature Insight. Biodiversity*. *Nature*. 405: 207-253. Interesante y útil revisión de los temas más estudiados con respecto a la biodiversidad. Indispensable para conocer las nuevas vías abiertas de investigación y los resultados y conclusiones más recientes.
- (5) WHEELER, Q.D. y R. MEIER. 2000. *Species Concept and Phylogenetic Theory*. Ed. Columbia University Press. New York. Revisión de los conceptos de especie con una presentación, defensa y discusión de cada uno de ellos realizada por los propios autores en la mayoría de los casos.